

DOI: 10.20103/j.stxb.202302270345

胡凤焯, 赵锐锋, 张丽华, 王宏, 杨尖拉毛, 当知才让, 蒋小玉. 黄河首曲湿地植物群落生产力、物种多样性及其与生境的关系. 生态学报, 2023, 43(24): 10238-10249.

Hu F Y, Zhao R F, Zheng L H, Wang H, Yang-jian L M, Dang-zhi C R, Jiang X Y. Productivity and species diversity of plant communities and their relationship with habitats in the wetland of first meander of Yellow River. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(24): 10238-10249.

黄河首曲湿地植物群落生产力、物种多样性及其与生境的关系

胡凤焯^{1,2}, 赵锐锋^{1,2,*}, 张丽华^{1,2}, 王 宏³, 杨尖拉毛⁴, 当知才让⁴, 蒋小玉^{1,2}

1 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

2 甘肃省绿洲资源环境与可持续发展重点实验室, 兰州 730070

3 甘肃省玛曲青藏高原土著鱼类自然保护区管理局, 玛曲 747300

4 甘肃黄河首曲国家级自然保护区管护中心, 玛曲 747300

摘要: 近年来, 在气候变化与人为干扰等因素的驱动下, 高寒湿地退化导致生物多样性的丧失如何影响生态系统功能尚无共识。以黄河首曲高寒湿地为研究对象, 基于野外采样数据和植物群落多样性指数, 重点分析植物物种多样性、地上生物量空间分布格局及其与土壤因子关系。结果表明: 首曲湿地存在一定程度退化, 植物群落组成主要集中在菊科和禾本科, 莎草科和豆科植物较少; 植物群落物种多样性和地上生物量未表现出显著的经纬度和海拔梯度变化; Patrick 丰富度指数 (R) 和 Shannon-Weiner 多样性指数 (H) 与地上生物量呈显著正相关, 说明保护区植物多样性的保护有利于生产力维持; 土壤含水量影响着高寒湿地植被群落结构, 与多样性指数呈显著相关性, 是高寒湿地植被恢复和重建的关键性因子。该研究结果对于认识黄河首曲高寒湿地植物生物量和物种多样性及土壤因子的空间分异规律具有一定的参考价值, 同时为高寒湿地退化生态系统功能的恢复及生物多样性的保护提供科学依据。

关键词: 高寒湿地; 物种多样性; 初级生产力; 环境因子; 黄河首曲

Productivity and species diversity of plant communities and their relationship with habitats in the wetland of first meander of Yellow River

HU Fengye^{1,2}, ZHAO Ruifeng^{1,2,*}, ZHENG Lihua^{1,2}, WANG Hong³, YANG-JIAN Lamao⁴, DANG-ZHI Cairang⁴, JIANG Xiaoyu^{1,2}

1 College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, 967 Anning East Road, Lanzhou 730070, China

2 Key Laboratory of Resource Environment and Sustainable Development of Oasis, Gansu Province, Lanzhou 730070, China

3 Maqu Qinghai-Tibet Plateau Native Fish Nature Reserve Administration, Gansu Province, Maqu 747300, China

4 The first meander of the Yellow River National Nature Reserve Management Center, Gansu Province, Maqu 747300, China

Abstract: Wetlands are a unique ecosystem formed by the interaction of water and land, and have the function of maintaining different plant community types, and greatly promote species richness of the region. Wetlands are important for preserve biological balance, water and carbon cycle regulation, control the climate, biological diversity and economic value. As a result, wetlands are becoming a popular topic for biodiversity conservation study. However, due to the effects of climate change and human activity, wetlands have demonstrated some degree of deterioration and have emerged as one of the

基金项目: 甘肃省科技计划项目 (20YF3FA042); 国家自然科学基金项目 (41261047, 41761043); 西北师范大学青年教师科研能力提升计划项目 (NWNLU-LKQN2020-06)

收稿日期: 2022-02-27; **采用日期:** 2023-11-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoruifeng@126.com

most vulnerable ecosystems. In recent years, due to the vulnerability of alpine wetlands, sensitivity to climate change and increasing human activities, alpine wetlands are facing a severe situation of degradation and succession, and biodiversity is threatened. However, there is no consensus on how the loss of biodiversity caused by alpine wetland degradation affects ecosystem functions. Therefore, this paper chooses the wetland of the first meander of the Yellow River was selected as the research object. In July—August 2021, a total of 52 sample plots were investigated every five kilometers at the boundary of the wetland reserve. Soil characteristics were analyzed, including soil pH (pH), soil water content (SWC), Electrical conductivity (EC), soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN) and four kinds of plant community diversity index (Patrick index、Shannon-Weiner index、Pielou index、Simpson index) was selected. Thus, the geographical distribution pattern of plant species variety and aboveground biomass, as well as its correlation with soil variables, were examined using data from field sampling and the plant community diversity index. The findings indicated that the wetland has undergone some degree of deterioration. Compositae and Gramineae made up the majority of the plant community, whereas Cyperaceae and Leguminosae plants were few. Plant communities' species diversity and aboveground biomass did not significantly alter along latitude, longitude, or altitude gradients. Aboveground biomass was strongly positively linked with both the Patrick richness index (R) and Shannon-Weiner diversity index (H), showing that the preservation of plant diversity in the reserve was helpful for preserving production. A crucial component of alpine wetland vegetation restoration and reconstruction, soil water content significantly correlated with variety index and influences the community structure of the vegetation in these areas. The findings provide a scientific foundation for the restoration of degraded ecosystem functions and the preservation of biodiversity in the alpine wetland. They also have some reference value for understanding the spatial differentiation of plant biomass, species diversity, and soil factors in the alpine wetland of the Yellow River.

Key Words: alpine wetland; species diversity; primary productivity; environmental factors; first meander of the Yellow River

湿地是水陆相互作用下形成的独特生态系统^[1],具有维持生态平衡、调节气候、保护生物多样性的作用,是世界生物多样性重要的储存库,因此,被称为“生物基因库”和“地球之肾”^[2]。植物多样性是衡量群落结构与功能复杂性的一种指标,涵盖了物种的丰富程度,单位面积内物种的数量以及物种比例等,能够较好地反映群落结构与生境多样性,对生物多样性的保护具有重要作用^[3]。湿地植物多样性受环境因素的影响,包括气候^[4]、土壤^[5-6]和水环境^[7]等,其中土壤作为植物生长的物质基础,对植物分布格局和物种多样性都有重要影响^[8]。近年来,随着气候变化和人类活动的增加,导致湿地面积急剧减少,湿地退化问题日益严重^[9]。湿地退化引发的土壤退化不仅会导致土壤的基本理化性质发生改变,还会对养分元素生物地球化学循环的变化产生影响,进而影响湿地植物的生长和生产力^[10]。湿地生态系统已成为世界上最受威胁的生态系统之一^[11]。

近年来,生态学家对持续的生物多样性丧失是否会对生态系统的功能产生影响的问题越来越关注,使得生物多样性与生态系统功能关系的研究是当今生态学研究的主要热点之一^[12-13]。生产力作为生态系统功能的综合指标^[14],是研究生物多样性与生态系统功能关系的有效途径。目前,人们对植物多样性与生产力之间的关系仍存在争议^[15],关于生产力-多样性关系大致分为三类:(1)单峰关系,其中多样性随植物生产力的增加呈现先升高后降低的变化^[16];(2)单调关系,多样性与生产力为正或负线性^[17]以及(3)不显著关系^[18]。关于争议,一方面是由于在研究生物多样性和生产力之间的关系时,将植物多样性的不同组成部分考虑在内,并发现不同类型的多样性指数与生物量之间相关系数可能会产生很大差异^[19]。另一方面,在自然生态系统中气候、地理、土壤条件和人类活动等生物与非生物因素的交互作用,使生产力与植物的多样性关系更加复杂^[20]。具体而言,降水使非优势物种对资源更有效利用,一定程度上提高生物量,进而影响生产力与物种多样性的关系^[21];生产力与多样性的关系受坡向与海拔的影响^[22];不同土壤因子可相应调节各种生态过

程^[23],且有限的养分供应影响着生物量生产;人类活动尤其是放牧,放牧强度和放牧年份改变着多样性—生产力的关系^[24]。由于环境扰动,自然群落生物多样性影响比实验中的弱^[13]。小规模的研究可以控制这些环境因素,并提供对多样性-生态系统功能关系的见解,但对于得出的结论能否广泛地应用于更大尺度地实施保护管理战略中,尚存疑虑^[25]。因此,探索湿地植物多样性与生产力之间的关系及影响因子,将有利于湿地植物多样性的保护和恢复,对保障区域的生态平衡和可持续发展具有重要作用。

青藏高原(QTP)是泛第三极的主体,平均海拔>4000 m,素有“世界屋脊”和“亚洲水塔”之称,作为世界重要的生态区,是高寒生态系统物种及遗传基因最丰富和最集中的地区之一,是研究物种多样性与生产力关系的理想场所^[26]。由于该地区的脆弱性、对气候变化的敏感性以及不断加剧的人类活动,面临严峻的退化演替形势^[27],生物多样性受到威胁。高寒湿地作为一种特殊的湿地类型,具有蓄水调节、生物多样性保护和生态环境改善等重要功能^[28]。黄河首曲湿地作为青藏高原最具代表性的内陆高寒湿地,是黄河上游重要的水源涵养区和补给区,素有黄河“蓄水池”、“高原水塔”之称^[29]。因此,研究高寒湿地植物多样性与生产力之间的关系可为维持生态系统服务,特别是植物生产提供理论依据。然而物种多样性与生产力的关系并不总是一致的,高寒湿地退化导致的物种丧失如何影响高寒生态系统功能的内在机制并不完全清楚。在此背景下,本文以黄河首曲高寒湿地为研究对象,探讨以下3个主要问题:(1)黄河首曲高寒湿地植物多样性和生物量的地理梯度变化遵循何种规律?(2)物种多样性指数与植物生物量生产之间的关系;(3)高寒生态系统植物多样性、生产力与土壤因子关系。以期为我国高寒地区的植被多样性与生物量空间分布模式与影响因子的研究提供典型范例的同时,为高寒湿地植物多样性保护和生态系统稳定性维持提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区黄河首曲湿地国家级自然保护区(101°54′12″—102°28′45″ E, 33°20′01″—33°56′31″ N)是典型的青藏高原高寒湿地,在行政区上划为甘南藏族自治州玛曲县,地处青藏高原东部边缘,素有黄河“蓄水池”和“中华水塔”之称,是黄河的重要水源涵养区和补给区^[30]。黄河自青海流入玛曲县,经县境西、南、东、北环流全县,形成一个流程长达433.7 km的U形大拐弯,谓之“黄河首曲”。海拔高度3391—4145 m,地势西高东低,由西北向东南倾斜。低气温、短生长季、大风、寒冷与大风所致的土壤冻结和生理干旱是该区最为显著的气候特点。该区属高寒半湿润气候,年平均气温为1.1℃,年降水量为672 mm,降雨集中在7—8月份。年日照时数约为2580 h,年无霜期平均少于100 d。土壤类型为高山草甸土,境内湿地集中的曼日玛、采日玛镇多发育沼泽土和泥炭土。该地区天然植被类型为典型高寒草甸,主要以禾本科、莎草科、菊科、毛茛科等多年生草本植物为优势种,如禾本科的垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和早熟禾(*Poa annua*);莎草科的线叶蒿草(*Kobresia capillifolia*)、华扁穗草(*Blysmus sinocompressus*);菊科的长毛凤毛菊(*Saussurea hieracioides*)、黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*);毛茛科的唐松草(*Thalictrum aquilegifolium*)和条叶银莲花(*Anemone obtusiloba*)等,并伴有其它双子叶类杂草^[31]。

1.2 植被调查、采样与样品分析

依据地上生物量波动规律,选择于2021年7月末至8月初在植物生长的旺盛期进行野外调查取样。为全面客观地反映自然保护区植被与土壤特征,沿保护区边界大致以5 km为间距设置样地,使得样地尽可能均匀分布,共调查52个样方,每个样方均用GPS定位,并记录经纬度、海拔高度、周围环境特征、距河道的距离及人类干扰等。现场鉴定样方中的植物物种,并将个别现场无法识别的物种采集标本带回实验室鉴定。记录个体数、物种数及高度,样方总盖度及不同种植物的高度和分盖度,将样方内所有植物按物种贴着地面从基部用剪刀剪取植物地上部分,装入信封袋带回实验室,经105℃杀青处理,置入65℃烘箱中加热烘干至恒重即得到地上生物量。用土钻取0—10 cm、10—20 cm、20—40 cm的土壤样品,一部分装入铝盒用于土壤含水量的测定,另取一份均匀混合好的土样每层各约1 kg装袋,及时带回实验室在阴凉通风处自然风干,进行土壤理

化特性指标分析。

将装入铝盒的土壤样品使用校对后的电子天平测量鲜重,然后将土壤样品置于已预热至 $(105\pm 5)^{\circ}\text{C}$ 的烘箱中烘烤 6 h 左右,取出样品待冷却至室温迅速称重,重复操作,继续烘烤 0.5—1 h,再称重,直至恒重(前后两次质量差不超过 1%)。测定重复 2—5 次,取平均值。土壤含水量计算公式如下:

$$\text{土壤含水量} = \frac{\text{土壤鲜重} - \text{土壤烘干重}}{\text{土壤烘干重}} \times 100\%$$

将装袋的土壤样品带回实验室自然风干,剔除较大的根系、砾石等,研磨过筛至 1 mm 和 0.15 mm 粒径后,用常规法测定各层土壤理化性质并取平均值。土壤 pH 值由 pHs-3C 型酸度计测定(水土比 2.5:1),电导率(Electrical conductivity, EC)由电导率仪测定(水土比 5:1);土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)含量采用重铬酸钾-外加热法测定;土壤全氮(Total nitrogen, TN)采用半微量凯氏定氮法测定。以上实验均在西北师范大学土壤地理实验室完成。

1.3 植物多样性的测定

基于重要值计算以下 4 种指数测度植物多样性:

重要值 = (相对高度 + 相对盖度 + 相对多度) / 3

选择了四个物种多样性指数,Patrick 丰富度指数(R)、Shannon-Weiner 多样性指数(H)、Pielou 均匀度指数(J)和 Simpson 优势度指数(D),被用来描述高寒湿地植物物种多样性。具体计算公式如下^[32]:

Patrick 丰富度指数:

$$R = S$$

Shannon-Weiner 多样性指数:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

Pielou 均匀度指数:

$$J = \frac{H}{\ln S}$$

Simpson 优势度指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

式中, S 为群落中的物种数, P_i 为相对重要值。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 录入所有原始数据,首先采用描述性统计分析,包括最大值、最小值、平均值、标准差(SD)和变异系数(CV)来识别植物群落特征变化趋势;采用 Origin 2021 绘制植物生物量、物种多样性、盖度和土壤因子的三维(经度、纬度和海拔)空间分布图和线性回归图;用 SPSS 26.0 统计分析软件对土壤元素、地上生物量与物种多样性之间的关系进行 Pearson 相关分析。图中和表中每个指标的表现形式均为平均值加减标准误差。

2 结果

2.1 湿地植物科属种组成

样方调查统计结果显示,研究区 52 个样方中共出现植物 25 科 70 属 94 种(表 1),以多年生草本为主体,蕨类植物 1 科 1 属 2 种,单子叶植物 5 科 13 属 18 种,双子叶植物 19 科 56 属 74 种。植物科内属、种的组成差异较大,其中以菊科种类最多,为 16 种,占种组成的 17.02%;其次为禾本科,共 12 种,占种组成的 12.77%;然后依次为毛茛科(10 种)、龙胆科(9 种)、莎草科(6 种)、豆科(6 种)等。各科植物中有 10 科为 1 科 1 属 1 种,占总科数的 40%,说明研究区湿地植被不是以某一个或几个科植物占主导。

表 1 湿地植物物种组成
Table 1 Species composition of wetland plants

类群 Class group	科 Family	属数 Number of genus	占总属数/% The total number of genera	种数 Species number	占总种数/% The total number of species
蕨类植物 Fern	木贼科 Equisetaceae	1	1.42	2	2.13
被子植物 双子叶植物	菊科 Asteraceae	9	12.85	16	17.03
Angiosperm	毛茛科 Ranunculaceae	7	10	10	10.65
	龙胆科 Gentianaceae	6	8.57	9	9.58
	豆科 Fabaceae	5	7.13	6	6.38
	伞形科 Umbelliferae	3	4.29	3	3.19
	玄参科 Scrophulariaceae	3	4.29	4	4.26
	唇形科 Labiatae	3	4.29	3	3.19
	廖科 Polygonaceae	3	4.29	4	4.26
	蔷薇科 Rosaceae	2	2.86	2	2.13
	茜草科 Rubiaceae	2	2.86	2	2.13
	十字花科 Brassicaceae	2	2.86	2	2.13
	大戟科 Euphorbiaceae	1	1.43	1	1.06
	马兜铃科 Aristolochiaceae	1	1.43	1	1.06
	石蒜科 Amaryllidaceae	1	1.43	1	1.06
	瑞香科 Thymelaeaceae	1	1.43	1	1.06
	车前科 Plantaginaceae	1	1.43	1	1.06
	桔梗科 Campanulaceae	1	1.43	1	1.06
	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.43	1	1.06
	马尾藻科 Sargassaceae	1	1.43	1	1.06
单子叶植物	禾本科 Gramineae	9	12.85	12	12.77
	莎草科 Cyperaceae	3	4.28	6	6.38
	百合科 Liliaceae	2	2.86	3	3.19
	兰科 Orchidaceae	1	1.43	1	1.06
	眼子菜科 Potamogetonaceae	1	1.43	1	1.06
合计 Total		70	100.00	94	100.00

2.2 湿地植物物种多样性与生产力的关系

研究结果表明,Patrick 丰富度指数、地上生物量随空间维度(经度、纬度和海拔)变化较大,变化范围分别为 5.2—111.2 g/m²和 3—21,变异系数为 46.42%、54.75%;植被盖度和 Shannon-Weiner 多样性指数变异系数居中,分别为 25.97%、31.92%,数值变化范围分别从 0.49 到 2.9、20%到 90%。均匀度指数和 Simpson 优势度指数空间变异性较小,且数值相对较高,均值分别为 0.8、0.75(表 2)。

从图 1 空间分布格局来看,Shannon-Weiner 多样性指数和 Patrick 丰富度指数峰值均出现在保护区东部(靠近黄河支流)地区;且保护区东部比西部(海拔较高)地区具有较高植被盖度;植物群落地上生物量和物种多样性在经纬度和海拔上均不存在线性分布。植物生物量、物种多样性的峰值均出现在海拔 3400—3500 m 的保护区东北部。

由表 3 相关性分析得出,多样性指数之间均呈现极显著正相关($P<0.01$),因为 4 种多样性指数反应的群落特征具有一致性;Patrick 丰富度指数、Shannon-Weiner 多样性指数与地上生物量存在显著的正相关关系,表明地上生物量随植物物种多样性的增加而显著增加。植物盖度与 4 种多样性指数之间均呈显著正相关($P<0.05$),与 Simpson 优势度指数相关性最高,其相关系数为 0.26;其次为 Shannon-Weiner 多样性指数和 Patrick 丰富度指数,相关系数分别为 0.25、0.22(图 2)。

表 2 植物群落特征

Table 2 Characteristics of plant community

指数 Index	最小值 Minimum value	最大值 Maximum value	均值 Mean value	标准差 Standard deviation	变异系数/% Coefficient of variation
<i>R</i>	3	21	10.53	4.89	46.42
<i>H</i>	0.49	2.90	1.8060	0.58	31.92
<i>J</i>	0.35	0.99	0.8015	0.12	14.85
<i>D</i>	0.22	0.93	0.7552	0.15	19.71
AGB/(g/m ²)	5.2	111.20	40.0452	21.93	54.75
PC/%	20.00	90.00	63.9423	16.61	25.97

R: 丰富度指数 Patrick index; *H*: 多样性指数 Shannon-Wiener index; *J*: 均匀度指数 Pielou index; *D*: 优势度指数 Simpson index; AGB: 地上生物量 Above-ground biomass; PC: 植被盖度 Plant coverage

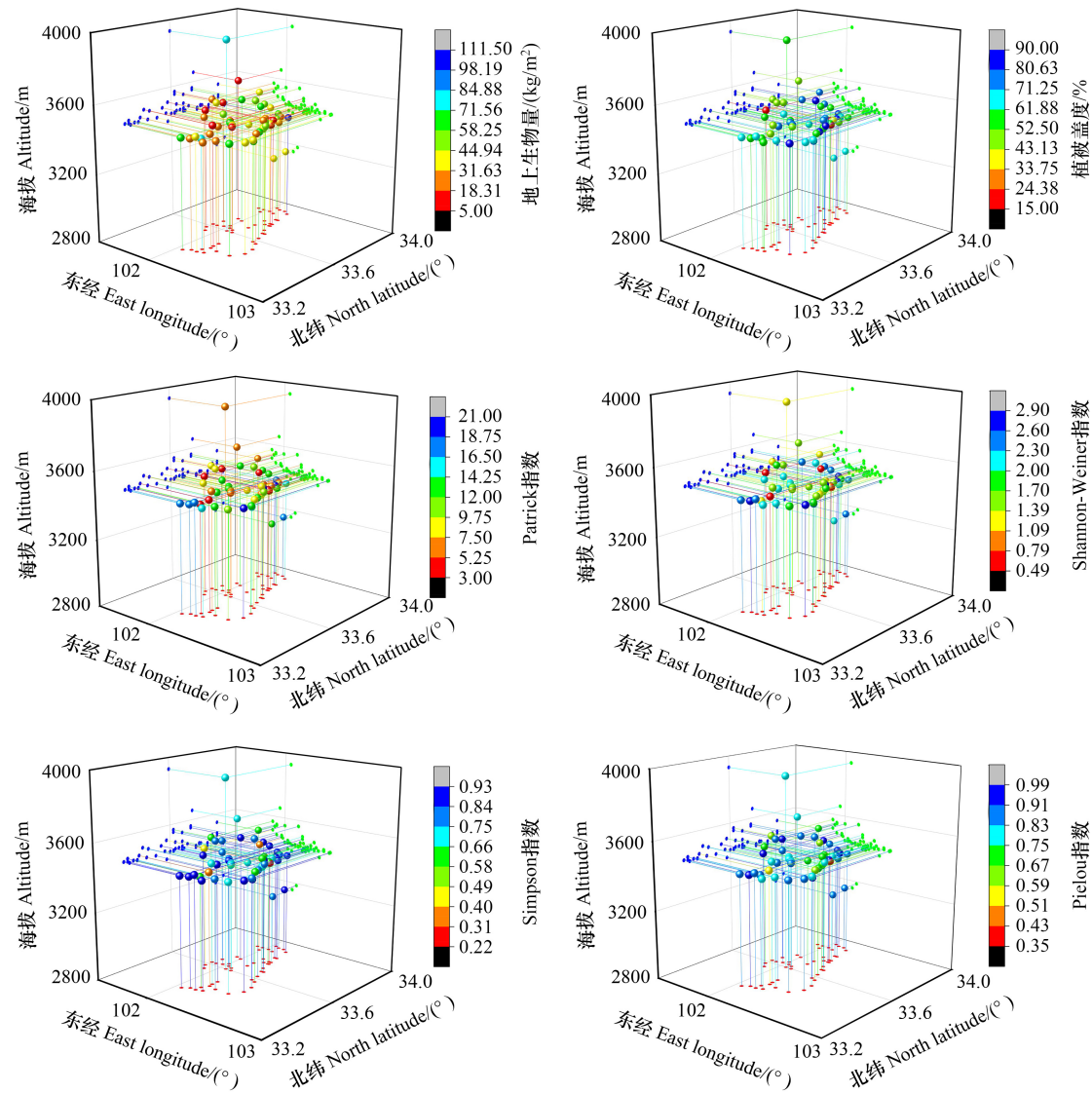


图 1 植被生物量、盖度和物种多样性指数的三维空间分布格局

Fig.1 The three-dimensional spatial distribution pattern of vegetation biomass, coverage and species diversity index

表 3 高寒湿地群落土壤理化性质与物种多样性和生物量间的相关性

Table 3 Correlation coefficients among soil physicochemical properties, species diversity and biomass of alpine wetland community

	pH	SOC	TN	SWC	EC	AGB	PC	R	H	D	J	ALT
pH	1											
SOC	0.080	1										
TN	0.204	0.676 **	1									
SWC	0.381 **	0.615 **	0.728 **	1								
EC	-0.092	0.440 **	0.340 *	0.433 **	1							
AGB	-0.003	0.129	0.051	-0.168	0.140	1						
PC	0.010	-0.010	-0.116	-0.341 *	0.050	0.559 **	1					
R	-0.073	-0.162	-0.182	-0.333 *	-0.218	0.337 *	0.465 **	1				
H	-0.137	-0.050	-0.133	-0.275 *	-0.137	0.302 *	0.499 **	0.921 **	1			
D	-0.124	0.090	-0.048	-0.205	-0.093	0.268	0.508 **	0.776 **	0.905 **	1		
J	-0.240	0.158	0.006	-0.073	0.094	0.215	0.400 **	0.474 **	0.732 **	0.812 **	1	
ALT	0.256	0.189	0.293 *	0.110	-0.105	0.076	-0.164	-0.171	-0.123	-0.071	0.123	1

pH:酸碱度;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:土壤全氮 Soil total nitrogen;SWC:土壤含水量 Soil water content;EC:电导率 Electric conductivity;ALT:海拔高度 Altitude; * 表示 $P<0.05$; ** 表示 $P<0.01$

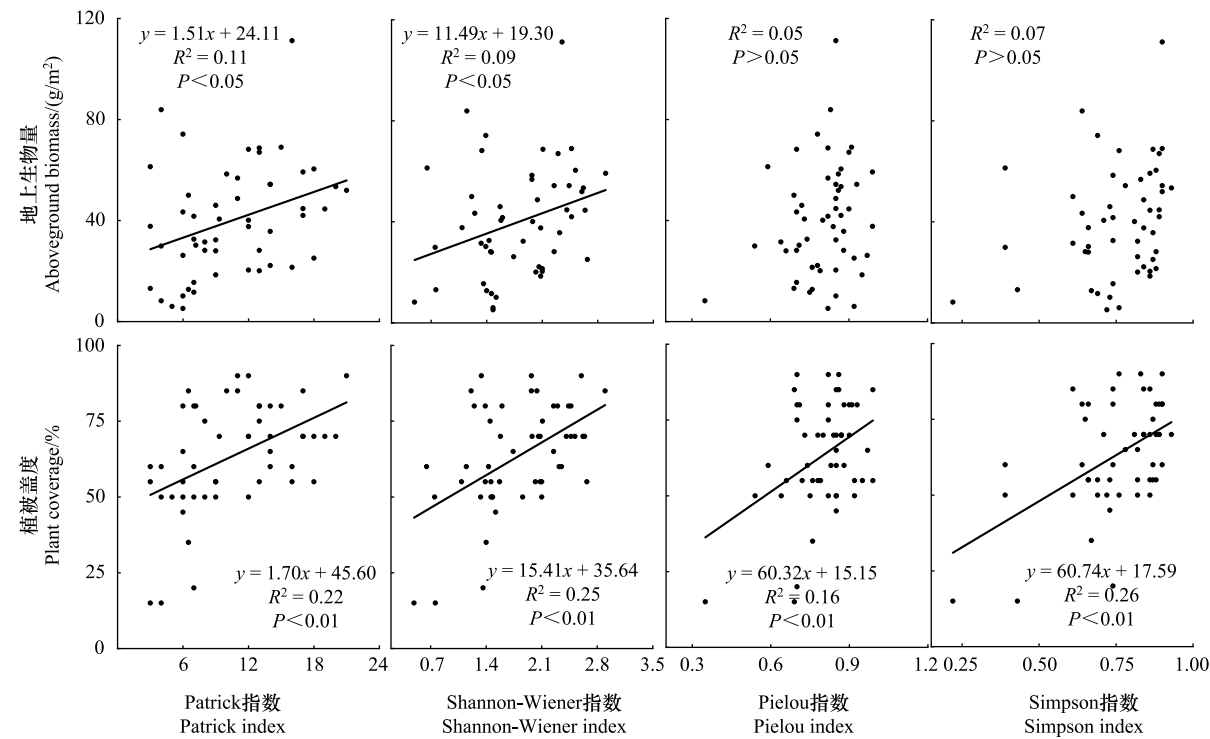


图 2 植物多样性指数与地上生物量、盖度的关系

Fig.2 The relationship between plant diversity index and aboveground biomass, coverage

2.3 土壤因子对物种多样性、生产力的影响

对于土壤因子,保护区全氮含量呈现出由北向南增加的趋势,并随海拔升高而增加,全氮与海拔呈显著正相关(表 3),表明土壤全氮具有一定的空间相关性,变化范围为 0.18—7.10 g/kg;pH、电导率表现为保护区北部高于南部,变化范围分别为 5.3—8.68、203.5—59 $\mu\text{S}/\text{cm}$;土壤有机碳和含水量变化幅度较大,分别约为 11.00—116.50 g/kg、5.00%—224.00%,峰值均出现在海拔 3500—3600 m 的保护区西南部,空间分异规律不明显(图 3)。

pH 与土壤有机碳、全氮之间存在极显著负相关 ($P<0.01$) (表 3); 如图 4 所示, 土壤含水量与植被盖度、Patrick 丰富度和 Shannon-Weiner 多样性指数呈显著负相关关系, 说明随土壤含水量的升高, 群落的多样性将呈现出线性减少的趋势, 进而抑制湿地植物的生长; 其他土壤因子与植物物种多样性相关性不显著。

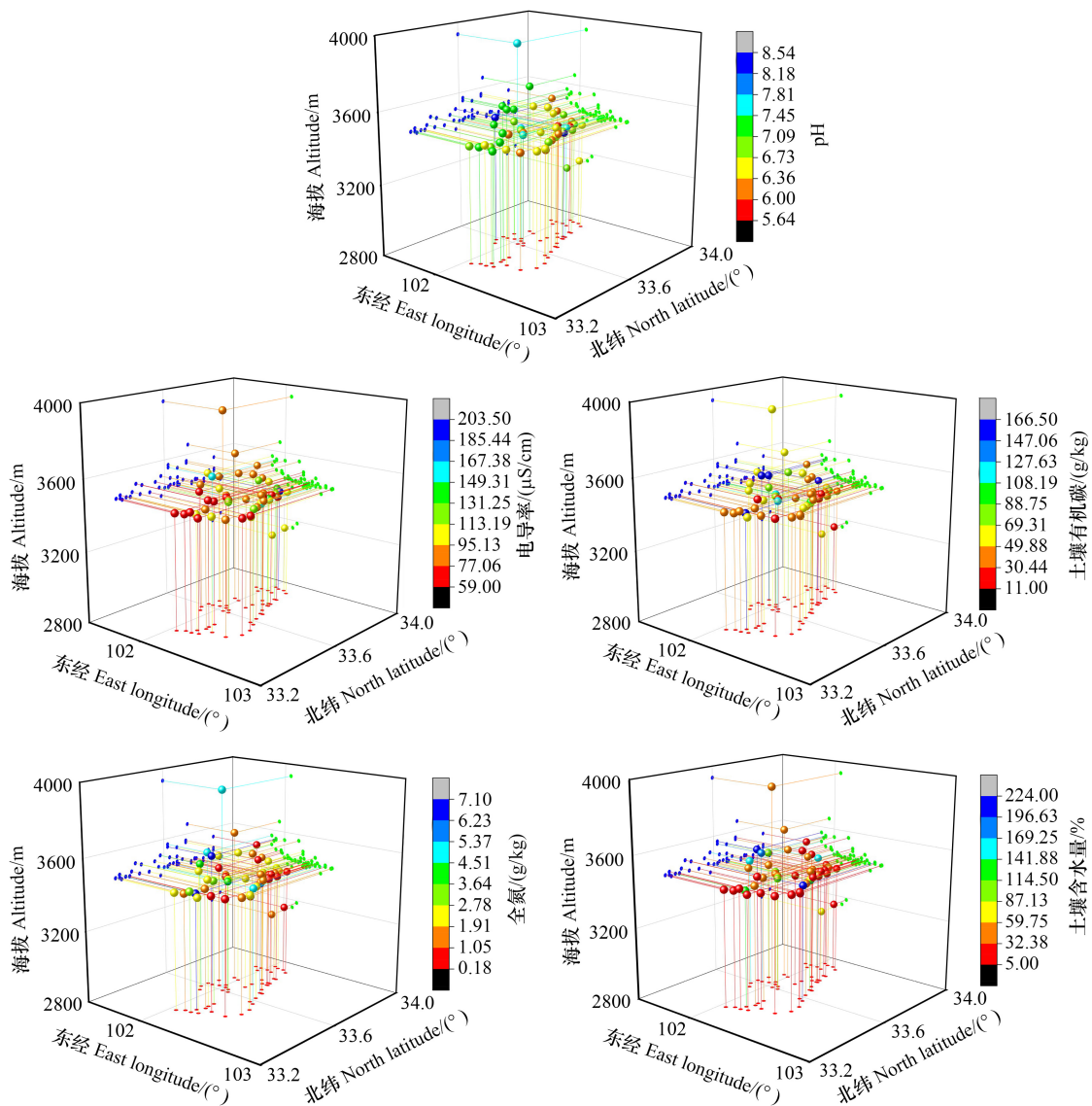


图 3 土壤因子的三维空间分布格局

Fig.3 Three-dimensional spatial distribution pattern of soil factors

3 讨论

植物群落的物种组成作为反映其结构变化的重要指示因子, 是了解群落的基础和群落性质的关键^[33]。在本研究调查的 52 个样方共出现植物 94 种, 隶属于 25 科 70 属, 可见黄河首曲湿地植物组成比较丰富。相较于在湿润、半湿润地区的平陆黄河湿地植物 67 科 213 属^[34], 该湿地的植物种类组成较少; 但略高于在内陆干旱区的塔里木河中下游湿地和艾里克湖湿地植物 15 科 35 属^[35]。土壤类型与湿地类型决定了该区植物群落组成^[36], 湿地植物种类主要集中在菊科、禾本科、豆科、莎草科, 其他科的物种相对少且分散, 其中菊科、禾本科物种数较多, 分别为 16 和 12 种, 莎草科和豆科物种数相对较少, 均为 6 种, 该结果也从侧面反映出湿地植物群落种类组成的变化, 呈现逆向演替方向, 即杂类草比例增加, 而莎草和禾草比例减少^[37], 这与其他高寒

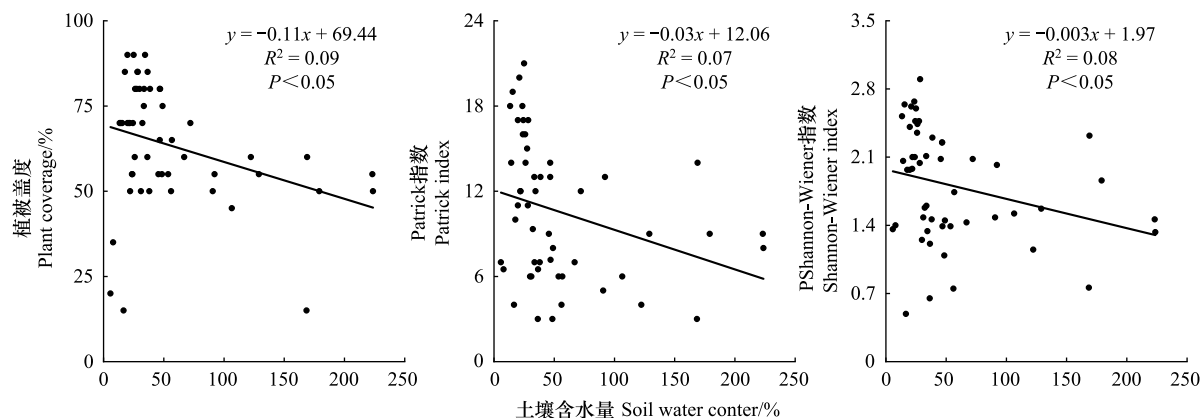


图4 土壤含水量与植被盖度、丰富度和多样性指数的关系

Fig.4 The relationship between soil water content and plant coverage, richness index and diversity index

生态系统在退化过程中的演替规律相一致^[38],可能是由于放牧作为保护区最主要的人为干扰方式,显著影响植物多样性和植物群落的覆盖模式。

随着植物多样性指数类型不同,物种多样性与生产力之间的关系存在差异。本研究检测出两种关系,即正向和非线性关系。Patrick 丰富度、Shannon-Weiner 多样性指数与地上生物量呈显著正相关,这与早期研究结果一致^[39],这表明在小尺度研究上,地形虽然引起了土壤水热因子的变化,但物种多样性变化更为明显,初级生产力受生物群落内部调节的作用较大,群落内部对物种组成结构的调节更为积极,更多的物种可以利用微小的环境异质性产生的资源差异而获得生存;另一方面放牧作为保护区最主要的人类活动方式,“牲畜的选择性采食”^[40]使得占据群落上层的禾本科植物高度降低,遮阴效果减弱,增加了杂类草接受光照的机会,从而造成大量的毒杂草(特别是菊科)的入侵,在一定程度上增加了地上生物量和物种多样性^[41],提高植物的气孔导度、光和水利用效率,从而提高植物的光合净速率和初级生产力^[42];而过度放牧显著降低了优势种的高度,使得根系较深的杂类草在环境变恶劣时更好的适应环境的变化,进而实现植物优势种的转变,通过降低植被生存状态来降低生产力^[43]。Simpson 优势度指数、Pielou 均匀度指数与地上生物量呈非线性关系,这与陈宁和牛钰杰所得出群落生产力和物种多样性的非线性响应的研究结果相似^[18, 22]。出现这一结果,究其原因,可能来自两方面。第一,Pielou 均匀度指数表示物种间丰富度的相似程度,相对独立于生境的资源水平,更多地受制于群落本身动态的影响^[44];第二,气候暖干化下的湿地退化,引起植物群落类型发生变化,群落优势种重要值的逐渐降低,其在群落内绝对支配地位逐渐削弱,而毒杂草获取资源能力则会相对增加,在群落中表现为比例升高,使得优势度指数和均匀度指数出现波动^[45]。

在自然生态系统中,地形、气候、光照、温度等环境因子与取样方式的综合作用,使得植物多样性与生产力之间的关系更为复杂。植物群落是相互联系的单元,以往的研究显示,由于纬度和海拔的改变,植物种类的多样性发生了显著地改变。更确切地说,在高海拔高寒生态系统方面,有学者认为,高寒生态系统植物的物种多样性随着纬度和经度的增加而增加,随着海拔的升高而降低^[46],或者是在中等海拔的“膨胀现象”^[47]。与之相比,本研究结果表明植物多样性和生物量在经纬度和海拔等方面未表现出显著差异,空间变异性、生境差异和资源供给程度可能是造成植物群落结构和组成变化的主要原因^[22]。一些对于土壤因子与物种多样性和生产力关系的研究中得出,有机碳、全氮等土壤养分与物种多样性、生产力呈显著正相关^[23, 46, 48],而本研究中并未表现出很强的依赖性,这与 Bi 等人研究一致^[49]。之前研究表明,土壤养分随着植被盖度和地上生物量的增加而增加^[50],也有研究发现二者没有相关性或呈现负相关^[51-52]。出现不同结果的原因可能是由于首曲湿地泥炭地土壤中丰富的有机质,削弱了有机碳对植被覆盖和物种多样性的影响^[23];另一个原因是鼠害啃食牧草,破坏了土壤结构和原有植被,加剧湿地退化,从而影响高寒湿地植物物种分布以及促进群落进一步演

替^[44]。湿地的水文动态是决定植物群落发展和植物分布模式的主要因素。一般来说,土壤含水量一方面通过影响养分的可利用性影响植物分布,进而影响物种多样性,物种多样性的增加导致土壤碳输入和氮矿化速率增加^[53],有机化合物更加多样化,微生物分解加强,产生更多的细胞外酶^[54],从而提高了土壤养分含量,增加群落的生产力;另一方面土壤水分的更高可用性一定程度上可增加植物生物量,带来更大的生长潜力^[55]。而本研究中,土壤含水量与植被盖度、Shannon-Wiener 多样性指数和物种丰富度指数呈显著负相关,这与前人研究结果一致^[44, 56],一方面是因为植物和土壤呈现出“异步性”,随着优势种逐渐减少,生物量较多的杂类草会弥补,尽管物种多样性和生物量没有较大的变化,但群落结构和盖度的变化使土壤物理化学性质发生明显变化;另一方面黄河首曲高寒湿地长期积水区土壤的通气条件较差,只有一部分耐水淹胁迫种处于优势,倾向于形成较单一的植物群落^[44]。在光捕获以及水和氮利用方面的物种互补性可能是自然组装群落中生物多样性-生产力关系的基础^[57],植物多样性对生产力的影响在复杂的自然生态系统中比在实验中要弱^[13, 58]。土壤因子的复杂性使得与植物的生物量、生物多样性之间的相关关系受到了很大的挑战,还需要通过控制实验进行长期观察和探讨。

4 结论

综上所述,植被物种多样性、群落生产力和环境因子之间相互作用、相互影响,共同影响植物群落的分布格局。黄河首曲高寒湿地植物物种多样性和生物量未表现出明显的纬度、经度和海拔梯度变化;在研究植物多样性对生物量生产的影响时,因多样性指数的不同而呈现不同的关系模式,植物生物量与丰富度指数和 Shannon-Weiner 多样性指数呈显著正相关,与 Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度相关性不显著;在自然植物群落中植物多样性与生物量生产之间的关系更加复杂,土壤含水量显著影响着高寒湿地的植被覆盖和物种多样性。文章结果表明,对于小尺度研究区域,地形虽然引起了土壤水热因子的变化,但物种多样性比土壤因子造成生产力差异的影响更为明显。因此,在实际高寒湿地的保护和恢复中需重点考虑植物多样性和土壤含水量对高寒生态系统功能的影响。

参考文献 (References):

- [1] Ghobadi Y, Pradhan B, Shafri H Z M, bin Ahmad N, Kabiri K. Spatio-temporal remotely sensed data for analysis of the shrinkage and shifting in the Al Hawizeh wetland. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, 187(1): 4156.
- [2] Laurance S G W, Baider C, Florens F B V, Ramrekha S, Sevathian J C, Hammond D S. Drivers of wetland disturbance and biodiversity impacts on a tropical oceanic island. *Biological Conservation*, 2012, 149(1): 136-142.
- [3] 李婷婷, 唐永彬, 周润惠, 余飞燕, 董洪君, 王敏, 郝建峰. 云顶山不同人工林林下植物多样性及其与土壤理化性质的关系. *生态学报*, 2021, 41(3): 1168-1177.
- [4] Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez-Yépiz J C, Carter B E, Glennon K L, Heberling J M, Jo I S, Pontes A, Sauer A, Willis A, Fridley J D. Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(5): 942-951.
- [5] Janousek C N, Folger C L. Variation in tidal wetland plant diversity and composition within and among coastal estuaries: assessing the relative importance of environmental gradients. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(2): 534-545.
- [6] Brock M A, Nielsen D L, Crosslé K. Changes in biotic communities developing from freshwater wetland sediments under experimental salinity and water regimes. *Freshwater Biology*, 2005, 50(8): 1376-1390.
- [7] Siles G, Voirin Y, Béné G B. Open-source based geo-platform to support management of wetlands and biodiversity in Quebec. *Ecological Informatics*, 2018, 43: 84-95.
- [8] Crawford J T, Stone A G. Relationships between soil composition and *Spartina alterniflora* dieback in an Atlantic salt marsh. *Wetlands*, 2015, 35(1): 13-20.
- [9] 王梦梦, 张丽华, 当知才让, 王宏, 杨尖拉毛, 赵锐锋. 高寒湿地退化对植物群落特征与土壤特性的影响. *生态学报*, 2023, 43(19): 7910-7923.
- [10] Jiménez-Ballesta R, García-Navarro F J, Martín-Consuegra S B, de los Reyes C P, Ortiz-Villajos J Á A, Miguel M F S. The impact of the storage

- of nutrients and other trace elements on the degradation of a wetland. *International Journal of Environmental Research*, 2018, 12(1): 87-100.
- [11] Junk W J, An S Q, Finlayson C M, Gopal B, Květ J, Mitchell S A, Mitsch W J, Robarts R D. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquatic Sciences*, 2013, 75(1): 151-167.
- [12] Chapin F S, Walker B H, Hobbs R J, Hooper D U, Lawton J H, Sala O E, Tilman D. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 1997, 277(5325): 500-504.
- [13] Fons van der Plas. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 2019, 94(4): 1220-1245.
- [14] Bai Y F, Han X G, Wu J G, Chen Z Z, Li L H. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, 431(7005): 181-184.
- [15] Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, Gross K L, Reynolds H L, Waide R B, Willig M R, Dodson S I, Gough L. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 2001, 82(9): 2381-2396.
- [16] Fraser L H, Pärtel M, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M. Response to Comment on "Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness". *Science*, 2015, 350(6265): 1177.
- [17] Duffy J E, Godwin C M, Cardinale B J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 2017, 549(7671): 261-264.
- [18] 陈宁, 张扬建, 朱军涛, 李军祥, 刘瑶杰, 俎佳星, 丛楠, 黄珂, 王荔. 高寒草甸退化过程中群落生产力和物种多样性的非线性响应机制研究. *植物生态学报*, 2018, 42(1): 50-65.
- [19] Chalcraft D R, Wilsey B J, Bowles C, Willig M R. The relationship between productivity and multiple aspects of biodiversity in six grassland communities. *Biodiversity and Conservation*, 2009, 18(1): 91-104.
- [20] Hooper D U, Chapin F S III, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.
- [21] O'Connor T G, Haines L M, Snyman H A. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology*, 2001, 89(5): 850-860.
- [22] 牛钰杰, 周建伟, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 基于地形因素的高寒草甸土壤温湿度和物种多样性与初级生产力关系研究. *生态学报*, 2017, 37(24): 8314-8325.
- [23] Ma M Y, Zhu Y J, Wei Y Y, Zhao N N. Soil nutrient and vegetation diversity patterns of alpine wetlands on the qinghai-tibetan plateau. *Sustainability*, 2021, 13(11): 6221.
- [24] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 放牧干扰下高寒草甸物种、生活型和功能群多样性与生物量的关系. *生态学报*, 2018, 38(13): 4733-4743.
- [25] Fleishman E, Noss R F, Noon B R. Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicators*, 2006, 6(3): 543-553.
- [26] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张懿铨. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. *地理学报*, 2012, 67(1): 3-12.
- [27] 刘志伟, 李胜男, 韦玮, 宋香静. 近三十年青藏高原湿地变化及其驱动力研究进展. *生态学杂志*, 2019, 38(3): 856-862.
- [28] Nie Y, Li A N. Assessment of alpine wetland dynamics from 1976-2006 in the vicinity of mount Everest. *Wetlands*, 2011, 31(5): 875-884.
- [29] Bai J H, Lu Q Q, Wang J J, Zhao Q Q, Ouyang H, Deng W, Li A N. Landscape pattern evolution processes of alpine wetlands and their driving factors in the Zoige Plateau of China. *Journal of Mountain Science*, 2013, 10(1): 54-67.
- [30] 王祺, 唐进年, 李银科, 金红喜, 袁宏波, 杨雪梅. 甘南州沙化草地流动沙丘治理与恢复关键技术: 以黄河首曲为例. *草业科学*, 2020, 37(9): 1719-1728.
- [31] 徐璐, 刘旻霞, 穆若兰, 张国娟, 于瑞新, 李亮. 高寒草甸植物群落谱系结构与多样性格局. *中国环境科学*, 2021, 41(3): 1387-1397.
- [32] Zhang Y R, Wang R Q, Kaplan D, Liu J. Which components of plant diversity are most correlated with ecosystem properties? A case study in a restored wetland in Northern China. *Ecological Indicators*, 2015, 49: 228-236.
- [33] 郝文芳, 杜峰, 陈小燕, 梁宗锁. 黄土丘陵区天然群落的植物组成、植物多样性及其与环境因子的关系. *草地学报*, 2012, 20(4): 609-615.
- [34] 秦晓娟, 董刚, 邓永利, 毛空, 李旭华, 张峰. 山西平陆黄河湿地植物分类学多样性. *生态学报*, 2015, 35(2): 409-415.
- [35] 李玉霞, 周华荣. 干旱区湿地景观植物群落与环境因子的关系. *生态与农村环境学报*, 2011, 27(6): 43-49.
- [36] 赵海莉, 赵锐锋, 张丽华, 姜朋辉, 金建玲. 黑河中游湿地典型植物群落特征与物种多样性. *生态学杂志*, 2013, 32(4): 813-820.
- [37] 韩大勇, 杨永兴, 杨杨, 李珂. 放牧干扰下若尔盖高原沼泽湿地植被种类组成及演替模式. *生态学报*, 2011, 31(20): 5946-5955.
- [38] 李成阳, 张文娟, 赖炽敏, 彭飞, 陈小杰, 薛娴, 王涛, 尤全刚, 杜鹤强. 黄河源区不同退化程度高寒草原群落生产力、物种多样性和土壤特性及其关系研究. *生态学报*, 2021, 41(11): 4541-4551.

- [39] Li Y, Dong S K, Liu S L, Su X K, Wang X X, Zhang Y, Zhao Z Z, Gao X X, Li S, Tang L. Relationships between plant diversity and biomass production of alpine grasslands are dependent on the spatial scale and the dimension of biodiversity. *Ecological Engineering*, 2019, 127: 375-382.
- [40] 李成阳, 赖炽敏, 彭飞, 薛嫻, 尤全刚, 张文娟, 刘斐耀. 青藏高原北麓河流域不同退化程度高寒草甸生产力和群落结构特征. *草业科学*, 2019, 36(4): 1044-1052.
- [41] 肖玉, 陈米贵, 周杰, 郭正刚. 青藏高原腹地青藏苔草草原不同退化程度的植物群落特征. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(4): 639-645.
- [42] Shen H, Dong S K, Li S, Xiao J N, Han Y H, Yang M Y, Zhang J, Gao X X, Xu Y D, Li Y, Zhi Y L, Liu S L, Dong Q M, Zhou H K, Yeomans J C. Grazing enhances plant photosynthetic capacity by altering soil nitrogen in alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 280: 161-168.
- [43] 方楷, 宋乃平, 魏乐, 安慧. 不同放牧制度对荒漠草原地上生物量及种间关系的影响. *草业学报*, 2012, 21(5): 12-22.
- [44] 崔丽娟, 马琼芳, 郝云庆, 高常军, 宋洪涛, 王义飞, 李伟. 若尔盖高寒沼泽植物群落与环境因子的关系. *生态环境学报*, 2013, 22(11): 1749-1756.
- [45] 后源, 郭正刚, 龙瑞军. 黄河首曲湿地退化过程中植物群落组分及物种多样性的变化. *应用生态学报*, 2009, 20(1): 27-32.
- [46] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. *生物多样性*, 2004, 12(1): 200-205.
- [47] 王长庭, 曹广民, 王启兰, 景增春, 丁路明, 龙瑞军. 青藏高原高寒草甸植物群落物种组成和生物量沿环境梯度的变化. *中国科学: C 辑*, 2007(5): 585-592.
- [48] Fayiah M, Dong S K, Li Y, Xu Y D, Gao X X, Li S, Shen H, Xiao J N, Yang Y F, Wessell K. The relationships between plant diversity, plant cover, plant biomass and soil fertility vary with grassland type on Qinghai-Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 286: 106659.
- [49] Bi X, Li B, Fu Q, Fan Y, Ma L X, Yang Z H, Nan B, Dai X H, Zhang X S. Effects of grazing exclusion on the grassland ecosystems of mountain meadows and temperate typical steppe in a mountain-basin system in Central Asia's arid regions, China. *Science of the Total Environment*, 2018, 630: 254-263.
- [50] Yuan Z Q, Jiang X J. Vegetation and soil covariation, not grazing exclusion, control soil organic carbon and nitrogen in density fractions of alpine meadows in a Tibetan permafrost region. *CATENA*, 2021, 196: 104832.
- [51] Abanda P A, Compton J S, Hannigan R E. Soil nutrient content, above-ground biomass and litter in a semi-arid shrubland, South Africa. *Geoderma*, 2011, 164(3/4): 128-137.
- [52] Shang W, Wu X D, Zhao L, Yue G Y, Zhao Y H, Qiao Y P, Li Y Q. Seasonal variations in labile soil organic matter fractions in permafrost soils with different vegetation types in the central Qinghai-Tibet Plateau. *CATENA*, 2016, 137: 670-678.
- [53] Cong W, Ruijven J, Mommer L, De Deyn G D, Berendse F, Hoffland E. Plant species richness promotes soil carbon and nitrogen stocks in grasslands without legumes. *Journal of Ecology*, 2014, 102(5): 1163-1170.
- [54] 罗亚勇, 孟庆涛, 张静辉, 赵学勇, 秦彧. 青藏高原东缘高寒草甸退化过程中植物群落物种多样性、生产力与土壤特性的关系. *冰川冻土*, 2014, 36(5): 1298-1305.
- [55] Deng L, Wang K B, Li J P, Zhao G W, Shanguan Z P. Effect of soil moisture and atmospheric humidity on both plant productivity and diversity of native grasslands across the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 2016, 94: 525-531.
- [56] 武彦朋, 陈克龙, 张斐, 晁增国, 王永生, 陈亮, 杨龙. 青海湖内陆高寒湿地物种多样性和地上生物量的关系. *水土保持通报*, 2011, 31(1): 76-80.
- [57] Gaitón J J, Oliva G E, Bran D E, Maestre F T, Aguiar M R, Jobbágy E G, Buono G G, Ferrante D, Nakamatsu V B, Ciari G, Salomone J M, Massara V. Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology*, 2014, 102(6): 1419-1428.
- [58] 贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 2003, 27(6): 835-843.